心理科学进展　2022, Vol. 30, No. 7, 1496–1510
Advances in Psychological Science

https://doi.org/10.3724/SP.J.1042.2022.01496

·研究前沿(Regular Articles)·

边界促进空间导航的认知神经机制*

郝　鑫　袁忠萍　林淑婷　沈　婷

(青少年网络心理与行为教育部重点实验室; 华中师范大学心理学院, 武汉　430079)

摘　要　边界是指在人的视野中占据较大比例，且具有立体拓展平面的障碍物，对于人类和动物的空间导航行为具有极大的促进作用。认知发展研究发现儿童早期(1 岁半~2 岁)通过加工边界的空间几何结构实现物体定位，并且随着年龄的发展逐渐学会利用边界的高度信息(3.1 岁~4.7 岁)、长度信息(4~5 岁)、视觉阻碍性信息(5 岁)等完成空间导航。基于这些认知过程，神经影像学研究主要以成人为研究被试，发现大脑中的内侧颞叶和顶叶脑区在边界加工中有着不同功能作用。具体而言，边界的空间几何结构及构成要素(高度、长度和角度)由大脑中的旁海马位置区和压后皮层联合区负责表征；边界的通行性由枕叶位置区负责表征；边界绑定的物体位置的学习和提取则由海马负责。但是，仍存在一些研究问题值得未来深入探讨。第一，拓展深化边界促进导航的认知过程及其发展规律。第二，全面揭示边界促进空间导航中广泛涉及的脑功能基础，尤其是内侧颞叶与后顶叶之间的功能交互。第三，密切关注大脑对场地边界与场地中心编码的心理或神经表征的区别和联系。第四，重点考察阿尔兹海默症有关基因易感人群在基于边界导航的行为受损情况。最后，延伸探讨边界在长时记忆、时间知觉、视觉空间、社交网络等领域的影响机制。
关键词　边界，空间导航，认知发展，功能基础，内侧颞叶
分类号　B842

1　引言

在自然界中，动物需要具备良好的空间导航能力，才能在觅食后安然回到巢穴，躲避天敌的攻击，对于人类而言，如何从一个地点到达另一个地点也是我们每天都需要面对和思考的问题。因此，空间导航(spatial navigation)不仅是动物适应环境的基础，也是人类生存和适应的关键。空间导航指个体在不同的地点之间移动时，基于对自身和环境线索判断而进行路径整合的过程，它包含多个复杂的认知和感知过程，例如视觉、本体感觉、运动觉等。以往的多项研究表明，空间导航的顺利完成来源于两方面的信息，一方面为外部的环境线索，比如视觉、听觉和嗅觉线索，其中针对视觉线索的研究最多，尤其是空间中的边界和路标等(Dahmani et al., 2018; Gori et al., 2017; Hao et al., 2017, 2018; Sjolund et al., 2018; Zhou & Mou, 2019a)。另一方面为内源性线索，比如自我的运动(self-motion)信息(Chen et al., 2017)。在 2014 年，诺贝尔生理学或医学奖颁发给了 John O'Keefe, May-Britt Moser 和 Edvard I Moser 三位科学家，以表彰他们在大脑中发现了位置细胞和网格细胞，为空间定位系统奠定了基础，把人类对生命科学的探索往前推动了一大步。尤其重要的是，该发现将研究者的研究视角转移到在导航过程中发挥着极其重要作用的环境线索上，比如边界。越来越多的证据一致性地表明，这些用来构建认知地图的空间细胞的表征会在很大程度上受到边界信息的控制(Hägglund et al., 2019; He et al., 2019; Keinath et al., 2017; Krupic et al., 2015), 同时以往大量的行为研究也发现边界对于空间导

收稿日期：2021-10-18
* 湖北省自然科学基金(2020CFB363)、教育部人文社会科学研究青年项目基金(21YJC190005)、青少年网络心理与行为教育部重点实验室(开放课题 No. 2019A01)和中央高校基本科研业务费专项资金(2021XZZX006)资助。
通信作者：郝鑫, E-mail: psyhaoxin@ccnu.edu.cn

航的促进具有优势效应(Doeller & Burgess, 2008; Lee, 2017; Mou et al., 2013), 即同空间中存在的路标线索相比, 个体往往在使用边界线索进行相关的导航任务中产生的反应误差更小(Bullens et al., 2010; Schuck et al., 2015)。

边界(boundary)是指在人的视野中占据较大比例, 且具有立体拓展平面(extended surface)的障碍物, 比如墙壁、玻璃和壁架等(Lee, 2017; Lew, 2011)。一方面, 行为研究发现, 边界不仅能够有效地指引个体进行路径整合, 实现物体定位, 并且无论是人类还是动物, 都一致性地表现出优先选择边界进行物体定位的现象(Lee, 2017)。另一方面, 早期的神经基础研究发现, 啮齿类动物的海马下托(subiculum)存在着识别边界位置和方向的边界向量细胞(boundary vector cell)以及内侧的内嗅皮层(medial entorhinal cortex)存在着只对近距离边界响应的边缘细胞(border cell) (Barry et al., 2006; Lever et al., 2009; Savelli et al., 2008; Solstad et al., 2008; Stewart et al., 2014)。二者的区别还在于边缘细胞只对构成阻碍行动的边界产生响应, 而边界向量细胞对可跨越性障碍物也会产生响应(比如可跨越的缝隙) (Bicanski et al., 2020)。而最新研究发现, 在大鼠的压后皮层(retrosplenial cortex)、背内侧纹状体(dorsomedial striatum)、后嗅皮层(postrhinal cortex)、旁海马(parahippocampal)和外侧内嗅皮层(lateral entorhinal cortex)等存在着大量的编码边界相对于自我的位置和方向的细胞, 这些细胞被研究者命名为自我参照的边界细胞(egocentric boundary cell) (Alexander et al., 2020; Gofman et al., 2019; Hinman et al., 2019; van Wijngaarden et al., 2019; Wang et al., 2018), 另有研究发现该细胞还存在于与人类有高度同源的猕猴的海马中(Mao et al., 2021)。这些感知环境中边界的细胞传输信息至部分自我参照的边界细胞以完成环境参照系对自我参照系的转换, 进而指导大鼠的下一步导航(van Wijngaarden et al., 2020)。值得注意的是, 虽然目前在人类的大脑中还未发现编码边界的神经细胞, 但最新一项发表在 Nature 上的研究通过在癫痫病人的大脑中植入电极, 首次在个体真实的导航过程中观察到, 当个体移动至边界附近时, 其内侧颞叶会产生强烈的 θ 波振荡, 相似的神经振荡还发生在观看他人靠近墙壁的情景中(Stangl et al., 2021)。该结果不仅支持了另外研究者关于人类海马下托存在特异性识别边界的神经基础研究(Lee et al., 2018), 并且发现在对自我以及他人的定位中, 我们的大脑都通过锚定边界完成。对于边界在人类大脑中的神经表征, 绝大部分的研究者都是通过功能性磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)技术进行探讨。例如, Shine 等人(2019)让被试在含有 4 个不同朝向边界的虚拟现实环境中学习坐落在东南西北四个方向中的路标, 之后要求被试观看虚拟环境中的移动情况, 并根据出现在边界旁边的线索物体选择哪个路标位于该物体的方向位置, 由于设置的移动路径不同, 因而可以解析出边界自身的朝向。研究者采用支持向量机(support vector machine, SVM)的方法发现人类的内嗅皮层和海马下托的后部对于边界朝向的辨别显著高于随机水平, 说明人类的内嗅皮层及海马下托的后部可以识别环境中边界的方向。这些研究不仅为解释边界促进空间导航的机制打开了一扇窗口, 更凸显了边界线索在空间导航中的重要性。值得一提的是, 环境中离散物体或者多个路标也可以提供周围环境中有利于个体空间导航的环境参照或自我参照的信息。尽管不如边界所提供的环境特征更稳定, 但它们所提供的空间信息更具有机动性和瞬时性。在啮齿类动物的内侧内嗅皮层发现了环境参照的物体向量细胞(object vector cell), 在海马发现了路标向量细胞(landmark vector cell)以及在外侧的内嗅皮层发现了自我参照的物体轴向细胞(egocentric object bearing cell) (Andersson et al., 2021; Deshmukh et al., 2013; Høydal et al., 2019; Wang et al., 2018)。那么基于边界、路标或者物体的向量编码是否存在着统一的模型, 目前的研究尚未可知。

总之, 近年来越来越多的国内外学者广泛地认识到边界对于空间导航极其重要的作用, 并结合认知神经科学的发展促使该领域目前累积了一定的研究成果。然而, 这些研究多分散于不同的视角, 关于边界如何促进空间导航的认知过程和神经基础仍缺乏系统性的总结。基于此, 本文对近十年的相关研究进行了系统性地回顾和梳理, 分别从边界促进空间导航的认知发展过程和神经基础两个层面厘清边界在空间导航中的认知神经机制。最后, 在已有研究的基础之上, 提出未来的

表 1 专有名词全称和简称对应列表

	中文全称	英文全称	简称
脑区	旁海马位置区	parahippocampal place area	PPA
	压后皮层联合区	retrosplenial complex	RSC
	枕叶位置区	occipital parietal area	OPA
	横枕沟	transverse occipital sulcus	TOS
方法	功能性磁共振成像	functional magnetic resonance imaging	fMRI
	支持向量机	support vector machine	SVM
	经颅磁刺激	transcranial magnetic stimulation	TMS

研究方向，以期为未来的研究及应用提供一定的参考。本文中专有名词对应表请见表 1。

2 边界促进空间导航的认知发展过程

Cheng 在 1986 年提出的几何模块理论(geometric module theory)是阐述边界认知加工过程最初始也是最具有代表性的理论，随后由 Spelke 和 Lee 进行了拓展和修正(Lee, Sovrano & Spelke, 2012; Lee, Winkler-Rhoades & Spelke, 2012; Spelke & Lee, 2012)。该理论认为，在人类和动物的大脑中存在一个专门识别空间几何布局的认知模块，该模块只负责识别和加工环境的空间布局，不受其他空间线索的影响(Cheng, 1986; Cheng et al., 2013; Hermer & Spelke, 1996)。几何模块理论认为人类和动物使用空间几何属于先验性的知识，具有跨物种一致性(Lee, 2017; 费广洪, 潘晓敏, 2013)。通过识别边界的空间几何结构进行物体定位的现象在动物中得到了有力地印证，例如家禽、大鼠和蟾蜍等(Lee et al., 2020; Sotelo et al., 2020)。

更重要的是，几何模块理论在人类被试群体得到了后续许多行为实证研究的支持(见表 2)，从研究对象来看，主要为 1 岁半到 5 岁的儿童；从实验场景来看，通常采用现实场景；从实验范式来看，通常采用重新定位(orientation)范式。具体而言，重新定位范式指在长方形或者其他形状的边界环境中，让被试迷失方向后，根据边界的空间几何线索或者非几何线索(颜色、纹理)找出迷失方向前所隐藏的物体。通过计算被试在正确角和几何对等角的搜索比例是否存在显著差异或者搜索两个角的比例之和是否显著高于随机水平来确定个体能否成功使用空间几何进行物体再定位。

Hermer 和 Spelke (1994)率先使用重新定位范式对 18~24 个月的儿童及成人进行了测试，要求他们在迷失方向后，在全是白色墙壁或其中一面墙是蓝色的长方形房间中寻找被隐藏的物体，结果发现，儿童在这两种条件下搜索正确角和对等角的频率之间均没有显著的差异，而成人在一面墙为蓝色时，可以成功地区分正确角和对等角，说明 1 岁半到 2 岁的儿童虽然已经能够成功地使用边界的空间几何结构进行重新定位，但他们无法像成人一样使用特征线索进行重新定位。

近些年关于几何模块理论有了一些关键性进展，主要围绕边界所具有的立体拓展平面及其细化的特征可能是促进物体定位的关键来探讨。例如, Lee 和 Spelke (2010)通过操纵两个矩形柱的大小、稳定性以及和圆形边界之间的关系，并将贴纸隐藏在矩形柱的后面，让 3 岁左右的儿童在迷失方向后寻找贴纸，结果发现无论矩形柱的大小是否发生变化，两个矩形柱是否发生移动，只要它们依附在圆形的边界上，迷失方向的儿童成功搜索贴纸的行为成绩都显著高于随机水平。然而当两个矩形柱从边界上脱离或者变成边界上相同大小的平面矩形时，儿童的表现都显著低于随机水平，这些结果说明儿童在寻找隐藏物体时，只有立体的拓展平面才能有效地促进儿童对物体的重新定位。进一步，研究学者将边界信息细化，对于个体如何感知边界的拓展平面展开了深入的探究，并发现儿童主要编码边界的高度、长度和视觉阻碍性(visual opaqueness)等属性。其一, Lee 和 Spelke (2008)通过设置不同高度的边界对 46~56 个月(约 4~5 岁)的儿童测试发现，只有墙壁形成的空间几何结构才能有效的指引儿童对物体的重新定位(即使该墙壁只有 30 cm 高)，而线段形成的

表 2　边界促进空间导航的认知发展过程的研究

研究者(年份)	成分	年龄范围(或平均年龄)	样本量	实验范式	研究结果
Hermer & Spelke (1994)	空间几何	18~24 个月	儿童: 16; 成人: 16	重新定位范式	儿童: 白色墙壁房间: C = G; 一面蓝色墙壁房间: C = G 成人: 白色墙壁房间: C = G; 一面蓝色墙壁房间 C > G
Lee & Spelke (2010)	拓展平面	3 岁	112	重新定位范式	矩形柱靠近边界: 表现 > 0.5; 矩形柱脱离边界: 表现 = 0.5; 矩形柱变成边界的平面标记: 表现 = 0.5
Lee & Spelke (2008)	边界高度	46 ~56 个月	64	重新定位范式	高 30cm 或 90cm 矩形: C + G > 0.5; 平面矩形: C + G < 0.5
Lee & Spelke (2011)	边界高度	38~51 月	64	重新定位范式	高 2cm 的矩形: C + G > 0.5; 平面矩形: C + G < 0.5
Gianni & Lee (2017)	边界长度	4~5 岁	7	重新定位范式	50 cm : C + G < 0.5; 100 cm : C + G > 0.5
Gianni et al. (2018)	边界视觉阻碍性	22~95 月	160	重新定位范式	2~4 岁: 透明边界: C + G < 0.5; 不透明边界: C + G > 0.5 5 岁: 透明边界: C + G > 0.5; 不透明边界: C+G > 0.5
Bullens et al. (2010)	基于边界导航的发展	5~20 岁	儿童: 29, 成人: 16	物体位置记忆范式	基于边界定位表现: 5 岁 = 7 岁 < 成人
Julian et al. (2019)	基于边界导航的发展	儿童: 6~10.33 岁 成人: 18~50 岁	儿童: 18, 成人: 18	物体位置记忆范式	基于边界距离误差: 儿童 > 成人
Glöckner et al. (2021)	基于边界导航发展	儿童: 6~17 岁 成人: 20~35 岁	儿童: 86, 成人: 29	物体位置记忆范式	基于边界导航行为与边界模型匹配度: 6~13 岁儿童表现与模型存在显著差异; 15~17 岁儿童表现与模型不存在显著差异
Zhou & Mou (2018)	边界形状分割假说	成人	72	认知地图任务范式	反应误差: 4 段边界 = 1 段边界 < 完整边界

注: C: 正确角(Correct corner); G: 几何对等角(Geometric corner); WS: 威廉斯综合征患者(Williams syndrome)

平面矩形却不能指引儿童有效地定位，这表明儿童通过识别边界的垂直高度所构成的空间几何来编码物体的位置。值得关注的是，Lee 和 Spelke (2011)创建了由高于地面 2 cm 的白色杆或平面的黑色纸形成的矩形，发现 38~51 个月(约 3~4 岁)的儿童只有在白色杆围成的矩形中的搜索行为显著高于随机水平，说明儿童甚至可以识别高于地面 2 cm 的高度，并通过形成的空间结构对物体重新定位。其二，Gianni 和 Lee (2017)通过操纵边界的水平长度对 4~5 岁的儿童进行测试，结果发现儿童在 100 cm 长的边界中的定位表现显著高于随机水平，而在 50 cm 长的边界中的定位表现与随机水平不存在显著差异，表明儿童对边界的长度进行了加工，并且较短的边界很可能被个体知觉为路标，因此无法有效地促进导航。可见，随着年龄的发展，儿童对边界的高度和长度都表现出了一定的认知加工，但儿童对边界长度的认知发展似乎要比对边界高度的认知发展稍晚一些。其三，研究者对边界的透明性属性也进行了相应的研究。Gianni 等人(2018)创建了由不透明的玻璃或透明的玻璃围成的矩形结构对 22~95 个月(约 2~8 岁)的儿童进行测试，要求他们迷失方向后寻找隐藏在矩形角落的贴纸，结果发现儿童自 2 岁开始在不透明边界中的定位表现已经显著高于随机水平，而在透明边界中，儿童需要达到 5 岁的时候其定位表现才能显著高于随机水平，这说明儿童早期对于边界的视觉阻碍特征表现出了认知加工，并且随着年龄的逐渐发展才能有效地使用透明边界所组建的空间几何进行物体的定位。

除此之外，研究者在成人被试群体还探讨了我们如何表征边界构成的空间几何，并提出了形状分割假说(shape-segment hypothesis)。该假说认为，个体在使用边界导航时，先产生对边界形状的表征，随后个体选择边界的局部片段编码目标物体的位置(Zhou & Mou, 2019b)。形状分割假说在 Mou 等人的团队工作中得到了一系列的验证。例如，Zhou 和 Mou (2018)创建了虚拟的现实环境让被试根据呈现的边界随机学习 4 个物体的位置，之后移除边界后要求被试在给定一个物体的情况下，回忆其他物体的位置。呈现的边界分别是完整的圆形墙、四段弧形墙或一段弧形墙，并且所选取的弧形墙均是来自圆形墙中与物体位置最为接近的片段，结果发现，圆形墙下被试的反应误差显著大于四段或一段弧形墙，而四段和一段弧形墙之间没有显著差异，说明个体对边界进行了划分，并且在局部边界条件下表现得更好。然而，儿童是否会像成人一样知觉边界的形状并对其进行分割呢？这需要未来的研究对此进行深入的探讨。

综上所述，我们认为边界的立体拓展平面信息有助于个体知觉空间布局，形成空间几何的心理表征，并且帮助个体根据环境需要灵活地进行心理分割，为个体提供自我朝向及位置信息。更重要的是，在儿童早期(1 岁半~2 岁)，人类便可以识别边界所形成的空间几何结构，并且逐渐学会利用边界的高度信息(3.1 岁~4.7 岁)、长度信息(4~5 岁)、视觉阻碍性信息(5 岁)等来有效地促进个体的空间导航行为。不过，虽然儿童已经能够利用边界信息来进行定位，但在使用的有效性和精细度等方面均不如成人，而这种熟练并准确运用边界信息的能力可能直到青春期后才会成熟(Bullens et al., 2010; Glöckner et al., 2021; Hao et al., 2021)。

3 边界促进空间导航的神经基础

个体通过加工边界的空间几何结构对物体进行重新定位，那么大脑是如何表征边界，又如何学习与边界相绑定的物体位置呢？前人的神经基础研究(见表 3)以成人被试为主，并大多通过任务态 fMRI 方法发现大脑中的内侧颞叶和顶叶脑区在边界加工中有着不同的功能作用(Julian, Keinath, Marchette & Epstein, 2018)。具体而言，边界的空间几何及其要素主要由大脑中的旁海马位置区(parahippocampal place area, PPA)、压后皮层联合区(retrosplenial complex, RSC)负责加工，边界的通行性由枕叶位置区(occipital parietal area, OPA)负责加工，边界相关的学习由海马(hippocampus)负责加工。

3.1 边界的空间几何属性的神经表征

边界的空间几何及其构成要素(如边界的高度、长度和角度)主要由大脑中的 PPA 和 RSC 负责表征，并且 RSC 对空间几何整体的识别可能比 PPA 更有特异性，而 PPA 对形成空间几何的要素的识别比 RSC 更敏感。与以往传统的采用解剖结构定义的脑区不同，PPA 和 RSC 都属于功能性定义脑区，负责对空间中场景的识别(Epstein, 2008; Epstein et al., 1999)。其中，PPA 位于海马旁回

表 3 边界促进空间导航的神经基础研究

研究者(年份)	成分	脑区	年龄(岁)	样本量	技术手段	研究设计: 实验范式	研究设计: 刺激材料	研究结果
Kamps et al., (2016)	空间几何	PPA; RSC	18~25	25	fMRI	one-back 任务	规则的边界布局、打乱边界布局图片	脑激活: 完整布局 > 打乱布局
Harel et al., (2013)	空间几何	RSC	19~36	20	fMRI	观看图片+控制任务	包含空间几何背景、无空间几何背景图片	脑激活: PPA: 空间几何背景 > 无空间几何背景 RSC: 空间几何背景 > 无空间几何背景
Ferrara et al., (2019)	高度	PPA	WS: 17.13~33.74; 成人: 17.35~33.92	WS: 12; 成人:12	fMRI	one-back 任务	不同高度的边界图片	脑激活: WS: 墙壁 > 路缘边界 = 平面纹理; 成人: 墙壁 > 路缘边界 > 平面纹理
Ferrara et al., (2016)	高度	PPA; RSC	19~33	16	fMRI	one-back 任务	不同高度的边界图片	脑激活: 墙壁 > 路缘边界 > 平面纹; RSC: 墙壁 > 路缘边界 > 平面纹理
Dillon et al., (2018)	长度 角度	PPA; RSC	20~36	25	fMRI	观看图片+控制任务	完全相同或不同的空间几何场景图片、变化长度和角度的空间几何场景图片	脑激活变化: PPA: 变化 = 不同>相同; RSC: 变化 = 相同 = 不同
Julian et al., (2016)	阻碍性	OPA	19~33	12	TMS	物体位置记忆范式	虚拟现实场景	边界: 距离误差增加; 路标: 距离误差没有增加
Bonner & Epstein (2017)	导航可供性	OPA	24.3~29.4	12	fMRI	观看图片+控制任务	包含门和油画的墙壁图片	OPA 对于含有门的表征相似性之间显著相关
Park & Park (2020)	通行性; 自我参照距离	OPA	18~31	47	fMRI	one-back 任务	边界图片	区分场景的正确率: 包含玻璃的远近场景 < 随机水平; 包含窗帘的远近场景 > 随机水平
Persichetti & Dilks (2016)	自我参照距离	OPA	18~54	30	fMRI	观看图片+控制任务	远近不同的场景图片、完全不同的场景图片、相同的场景图片	脑激活变化: 远近场景 = 不同场景 > 相同场景
Kamps, Julian et al., (2016)	第一人称视角的动态信息	OPA	20~35	64	fMRI	仅观看	动态场景视频、静态场景图片	脑激活: 动态场景 > 静态场景
Doeller et al., (2008)	边界相关的学习和记忆	海马	20~31	17	fMRI	物体位置记忆任务	虚拟现实场景	边界: 右后侧海马出现显著的激活; 路标:纹状体显著的激活
Guderian et al., (2015)	边界相关的学习和记忆	海马	10.8~29.3	高度脑损伤: 15 成人: 19	MRI	物体位置记忆任务	虚拟现实场景	反应误差: 高度脑损伤 > 成人

(parahippocampal cortex)的后部并且一直延伸到舌回(lingual gyrus)，它的侧面会覆盖侧副沟(collateral sulcus)并且延伸到梭状回(fusiform gyrus)，而 RSC 位于压后皮层，后部延伸到顶枕沟(parietal-occipital sulcus) (Bar & Aminoff, 2003; Epstein & Baker, 2019; Epstein & Kanwisher, 1998; Zhen et al., 2017)。

Kamps 等人(2016)的研究发现，在观看完整的墙壁布局和打乱墙壁布局的图片时，被试的 PPA 和 RSC 在完整布局中的激活显著大于在打乱布局中的激活水平，说明 PPA 和 RSC 对边界形成的空间几何均进行了加工。相应地，Harel 等人(2013)的研究也发现了类似的结果，研究者给被试呈现了包含或不包含边界空间几何的图片，发现在包含边界空间几何条件下，被试的 PPA 和 RSC 激活程度更高，但当给被试呈现包含或不包含物体的图片时，发现 PPA 在包含物体中的激活也显著高于没有物体的条件，而 RSC 在两种条件下的激活没有显著差异，这说明 PPA 不仅可以表征空间几何结构，并且也表征物体，而 RSC 仅表征空间几何。因此，RSC 对空间几何的识别可能比 PPA 更具有特异性。

后续的研究进一步对 PPA 和 RSC 如何识别边界的空间几何结构展开了深入探究。一方面，研究者发现 PPA 和 RSC 可以识别边界的高度。Ferrara 和 Park (2016)通过给被试观看由不同高度的边界形成的空间几何图片发现，被试的 PPA 在观看墙壁场景的激活程度最高，5 cm 的路缘边界(curbs)次之，而激活水平最低的是带纹理的平面(mat)，三种条件下的激活差异两两显著；RSC 在墙壁条件下的激活显著高于 5 cm 的路缘边界和带纹理的平面，但在后两种条件下的激活却没有显著差异，这表明 PPA 和 RSC 对边界的高度表现出一定的敏感性，只是 PPA 可以准确识别边界不同高度之间的微小差异，而 RSC 需要边界高度增加到一定程度的时候才会发生显著的激活变化。后续，Ferrara 等人(2019)结合 fMRI 技术和重新定位范式为 PPA 精细识别边界提供了更强有力的证据。研究者发现在平面纹理、路缘边界、墙壁构成的矩形中，正常的个体都能够成功地实现对物体的重新定位，但患有威廉斯综合征的个体只能利用墙壁对物体重新定位。脑成像的结果表明，正常个体的 PPA 在三种条件下的激活差异两两显著，而威廉斯综合征个体的 PPA 仅在墙壁条件的激活显著大于路缘边界和平面纹理，在路缘边界和平面纹理中的激活却没有显著差异，说明威廉斯综合征个体的 PPA 的功能可能存在一定的受损，进而导致他们无法精细的识别边界高度以实现导航。另一方面，研究者对边界的长度及其所形成的角度的神经基础进行了探索。Dillon 等人(2018)发现，当给被试相继呈现两张完全相同、其中一张变化墙壁长度或者墙壁间的角度、两张完全不同的房间图片时，PPA 在后两种条件下的激活变化显著大于第一种，在变化条件中的激活变化类似于在完全不同的两个房间场景，而 RSC 在变化条件中的激活变化与相同条件或不同条件中的激活变化没有显著的差异，说明边界长度还有边界间的角度变化主要由 PPA 进行表征而不是 RSC，因此在变化长度或者角度时，PPA 会产生显著的激活变化，而 RSC 不会。总之，PPA 对于边界空间几何的识别更精细，而 RSC 对于边界空间几何的识别相对粗略一些；PPA 主要通过识别边界的高度、长度、角度变化判断边界的几何结构是否产生了相应地变化，而 RSC 则是通过识别边界的高度判断边界空间几何结构的变化。然而目前针对 RSC 的研究仍然相对较少，需要对 RSC 如何感知边界的空间几何进行进一步的探究。

3.2 边界的通行性的神经基础

目前神经基础研究主要关注边界的物理通行性，细分为可通行和不可通行两个方面，其中不可通行在早期的行为研究中也叫阻碍性(blocking)。研究者通过多样化的神经科学手段发现边界的物理通行性由大脑中的 OPA 负责加工。与 PPA 和 RSC 类似，OPA 也属于功能性定义脑区，位于枕叶的背侧(Dilks et al., 2013)，因位于横枕沟(transverse occipital sulcus)附近，也被叫做 TOS (Grill-Spector, 2003)。一项重要的因果研究发现，当被试在虚拟场景中学习与边界或者路标绑定的物体位置时，采用经颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS)刺激其 OPA 区域，个体基于边界的导航表现成绩显著下降，而基于路标的导航表现却没有显著变化，说明 OPA 与基于边界的导航之间存在因果关系(Julian et al., 2016)。接着，研究者发现在四周环绕水的岛屿场景中，虽然被试的定位表现没有显著的降低，但是刺激 OPA 后，被试的反应时显著的变长，据此研究者推测 OPA

可能是通过加工边界的通行性进而识别边界(Julian et al., 2016)。Bonner 和 Epstein (2017) 的研究进一步验证了该设想, 他们给被试呈现了不同的人造室内场景图片, 并通过是否设置门操纵了边界的导航可供性(navigational affordance), 结果发现个体的OPA对于包含门的边界场景之间的表征相似性(representational similarity)具有显著的相关性, 说明 OPA 对边界的导航可供性产生了表征, 并进一步发现, 在给被试呈现现实世界的场景图片时, OPA 同样能自动的识别边界所组成的导航通道。最新的 fMRI 研究发现, OPA 在识别边界通行性的基础上, 表征以自我为参照系的可通行距离(即我可以往前走多远)。Park 等人(2020)要求被试观看具有不同长度通道的室内场景图片, 根据通道的不同长度将其界定为近、中、远场景, 并将可通行的边界(透明窗帘)或不可以通行的边界(透明玻璃)固定在近、中和远场景中的相同位置, 之后采用支持向量机的方法训练OPA对于场景的区分率, 结果发现, OPA 对于包含玻璃的近、中、远场景的区分率处于随机水平, 但对于透明窗帘的近中远场景区分率显著高于随机水平, 说明 OPA 对边界的可通行性进行了更细致地识别。由于三种场景中的玻璃均不可通行, 三种场景中的可通行距离相同, 因而 OPA 无法区分这三类场景; 但窗帘本身的可通行性促使OPA在三种场景中表征的可通行距离不同, 因而 OPA 能够区分窗帘条件下的场景, 该研究结果与之前研究报告的 OPA 可以加工自我参照的距离(egocentric distance)相一致(Persichetti & Dilks, 2016)。此外, 另有研究发现, 当被试在观看以第一人称视角呈现的动态场景视频和静态的场景图片时, OPA 在动态场景视频中具有更高的激活(Kamps, Lall & Dilks, 2016)。因此, OPA 可能主要负责以自我为参照系的表征, 即通过识别边界的通行性和跟踪边界与自我之间的距离变化, 进而确保空间导航的顺利进行。

在边界的物理通行性(即物理属性)研究基础上, Lee 团队创新性的分离出边界的视觉属性。她将视觉上看起来是, 但是物理上并无阻碍(可通行)的边界定义为类边界(looks like boundary), 比如虚拟现实中的边界或门帘, 并且认为边界的视觉属性比物理属性, 对物体定位及空间导航行为有着更为关键性的作用。在 Lee 团队的一项研究中, 考察了边界的视觉属性和物理属性对于物体定位的影响, 通过设置视觉边界且可阻碍行动条件(plywood)、视觉边界且无阻碍行动条件(pass over/pass through)和路标条件(cones)等虚拟和实际结合的实验条件进行比较, 结果发现, 在视觉边界存在的条件下, 物理上阻碍与无阻碍条件之间, 他们对定位物体的精确性或偏差没有显著差异, 但两组与路标条件相比都有着不同的反应偏差, 这说明个体根据边界的视觉通行性, 而非物理通行性对于物体进行定位(Negen et al., 2019)。然而, 以往对于边界通行性的神经基础研究, 仅关注边界的物理通行性, 忽略了其视觉通行性, OPA 是否同样表征边界的视觉通行性呢? 未来的研究可以对此展开探讨。

3.3　边界表征的学习机制

多项研究表明, 边界学习属于偶然学习(incidental learning), 而海马是负责边界学习的核心脑区(Bird et al., 2010; Doeller et al., 2008)。Doeller 等人(2008)采用桌面式 VR 程序发现, 当被试学习与边界绑定的物体位置时, 被试大脑的右后侧海马会出现显著的激活, 而当被试学习与路标绑定的物体位置时, 被试大脑的纹状体出现激活, 这表明海马与基于边界的物体位置编码和记忆存在特定的关系, 纹状体与基于路标的物体位置学习存在特定的关系。在一项发展的研究中也得到了类似的结果, 实验创建了年轻组和老年组, 并使用 Doeller (2008)等人的行为实验进行测试, 结果发现年轻组在边界学习中表现的更好, 海马的激活程度更高; 老年组在路标学习中表现的更好, 纹状体的激活程度更高(Schuck et al., 2015)。这说明海马功能的衰退(年老)可能引起基于边界的学习受损, 侧面说明两者之间可能存在一定的因果关系。随后, Julian 等人(2019)的研究发现, 成年威廉斯综合征个体使用边界学习物体位置的能力甚至不如儿童, 而已有的研究表明该群体早期的海马功能发展异常(Meyer-Lindenberg et al., 2005), 再次表明边界的学习与海马的功能可能存在因果关系, 不过目前对此尚缺乏更加清楚直接的证据。除此之外, Guderian (2015)等人发现, 海马的结构与边界的学习之间存在实质性的因果关系。研究者同样采用了 Doeller (2008)的实验范式对海马体积损伤的个体和正常个体进行测试, 并使用磁共振仪器扫描他们的头部, 结果发

现海马体积高度减少的个体比正常个体会产生更多的边界导航误差。因此，海马的功能和结构是个体基于边界学习的脑神经基础，如若受损，个体可能将无法有效地利用边界进行编码和记忆物体位置。

4 总结与展望

综上，个体使用边界线索进行空间导航是一个复杂的认知过程。认知发展的相关研究主要考察儿童对边界的空间几何的认知，基于以往的研究，我们认为儿童早期(1 岁半~2 岁)已经能够识别边界所形成的空间几何结构，并且随着年龄的发展逐渐学会利用边界的高度信息(3.1 岁~4.7 岁)、长度信息(4~5 岁)、视觉阻碍性信息(5 岁)等实现空间导航。神经基础方面的研究主要在成人被试群体进行考察，并发现边界的空间几何及其构成要素由大脑中的 PPA 和 RSC 表征，并且 PPA 和 RSC 对空间几何不同方面的表征有着不同的偏好；边界的物理通行性由 OPA 负责编码；个体在利用边界学习和记忆物体位置时主要由内侧颞叶的海马负责。总之，以往研究对基于边界的导航进行了初步的探索，丰富了我们对该领域的认识和理解。但是，受限于目前研究水平和主题，还有许多问题需要未来进行更深入的研究和完善。具体表现在以下方面：

第一，拓展探索边界促进空间导航的认知过程中潜在的影响因素及其发展规律。以往关于边界形成的空间几何促进导航的认知过程存在一些争议，可能忽略了一些混淆因素在其中的影响，比如显著性(salience)。以往研究中所采用的边界多为大型的圆形或者长方形边界，显然占据较大面积的边界会比其他的空间线索更容易引起个体的注意，从而导致他们自发地忽略其他的线索而选择边界进行导航(Bulckly et al., 2015; Newcombe & Huttenlocher, 2007; Wang & Mou, 2020)。大部分研究采用桌面式 VR 程序要求成年被试在包含边界或路标的环境中学习物体的位置，之后在测试条件下只呈现边界或路标，结果发现，移除边界后个体的表现显著受损，而移除路标后被试的表现却没有发生显著的变化。但另有研究在此基础上增大了路标的体积，发现个体同时使用了边界和路标进行物体定位，并且移除边界或者路标后被试的表现都没有出现显著的受损(Doeller & Burgess, 2008; Honbolygó et al., 2014)，说明个体对于边界的显著性的认知会影响使用边界线索进行导航。不过，虽然有研究注意到边界的其他认知过程(比如边界的颜色)对于空间导航的影响，但这方面的实证研究仍然比较薄弱，其发展过程也尚未可知。除此之外，边界促进空间导航的认知发展可能不仅限于以上的认知过程，因此，未来应考虑构建一个综合的认知网络或者计算模型，通过对以上认知过程的整合和拓展，探明各个认知过程在基于边界导航中所发挥的作用。

第二，深入的挖掘边界促进空间导航中广泛涉及的脑功能基础(尤其是脑区间的功能协作)，及关注儿童的大脑发育变化。一方面，先前的研究多集中于探究腹侧视觉通路的内侧颞叶与边界导航之间的关系，忽略了诸如额叶、顶叶等位于背侧视觉通路的脑区在基于边界导航中的作用，并且大多数研究局限于从任务态的角度考察单一脑区的功能激活状况，各个脑区在基于边界导航的过程中如何互相影响、如何协作完成对于边界的识别及空间导航等尚不明晰。实际上，以往研究发现额顶脑区同样参与了空间导航(Freedman & Ibos, 2018; Zhang & Naya, 2020)，并且最新的视知觉加工理论认为腹侧视觉通路与背侧视觉通路之间存在着功能交互(Pitcher & Ungerleider, 2021)，而早期 Kravitz 等人(2011)开创性地提出背侧视觉通路的后顶叶与腹侧视觉通路的内侧颞叶之间可能存在负责空间导航的功能通路。因此，未来的研究可以考虑探究基于边界导航中额叶、顶叶等脑区的激活状况，并在此基础上从功能连接的角度出发，探究边界促进空间导航中内侧颞叶与后顶叶之间的功能交互情况，以全面地揭示边界促进空间导航的神经机制。另一方面，边界促进导航的神经基础研究主要以成人为被试，无法提供人类大脑如何认知边界、利用边界导航的动态性发展轨迹。通过收集边界促进导航中的结构态、静息态和任务态等多模态的发展性数据以深入解析边界促进空间导航的神经基础发展轨迹。在此基础之上，采用非侵入、无创性的经颅磁刺激或电刺激同其他认知神经科学技术的结合探究边界的认知过程与相关脑区间的因果关系也是未来需要重点关注的方向。

第三，关注大脑对场地边界与场地中心编码的心理或神经表征的区别和联系。与边界线索相

对应，环境中的几何中心点(即场地中心)在空间导航和定位中也起着特殊的作用(Gallistel, 1990; LaChance et al., 2019)。LaChance 等人(2019)通过记录大鼠在正方形区域中自由觅食的神经信号发现，大鼠的后嗅皮层(postrhinal cortex，对应人类的旁海马区)存在着负责编码自我参照的场地中心的神经细胞，包括场地中心点相对于自我方向的中心轴细胞(center-bearing cell)、计算与中心点距离的中心距离细胞(center distance cell)，以及环境参照的头朝向细胞，这说明场地中心可能通过与环境参照系共同参与表征周围环境，以形成认知地图。另外，研究发现当癫痫病人在虚拟现实空间中沿着正方形的道路顺时针或逆时针导航时，内嗅皮层的路径细胞(path cell)有着显著的放电活动(Jacobs et al., 2010)，这可能与场地中心的表征有着潜在的联系。因此暗示着大脑对于场地中心和场地边界的信息处理可能是彼此独立的。然而有的研究者认为场地中心和场地边界之间并不存在功能或表征分离(Alexander, Robinson et al., 2020)。他们认为，倘若不知晓边界的位置关系，个体便很难知觉场地的中心点。相对于场地边界具有的多位置点而言，场地中心只是提供了一个补充性的固定位置关系，尤其在对称的场地空间。而最新的一篇研究在场地边界和场地中心二者的关系上给我们带来了新的启发。通过在癫痫病人颅内植入电极，并要求其在基于边界的虚拟环境中执行物体位置记忆任务，该研究在旁海马脑区发现了表征相对于自我方向的锚定细胞(anchor cell)。这些位置既有锚定边界，又有锚定中心点，有趣的是，锚定边界的细胞和锚定中心点的细胞有着不同的自我方向偏好(Kunz et al., 2020)。这表明大脑对于边界和中心点信息的表征可能存在着分离，同时也存在着一定的联系。但目前这方面的研究仍然较少，且往往局限在自我参照系的比较。因此，未来有必要探明大脑对于场地边界和场地中心信息表征的区别和联系，及其如何在此基础上进行自我参照和环境参照之间的转换。

第四，尝试将边界促进导航的研究拓展应用到阿尔兹海默症群体。随着全球阿尔兹海默症患者数量的快速增加，如何通过空间导航任务对阿尔兹海默患者及其风险人群进行预防和鉴别已经成为空间导航领域的热点话题(Coughlan et al., 2018, 2019; 张家鑫 等, 2019)。最新的研究以携带阿尔兹海默症易感基因(APOE4)的个体为研究对象，发现他们基于边界导航的位置记忆能够正向预测其在 18 个月内增加的情景记忆问题(Coughlan et al., 2020)，侧面说明了阿尔兹海默症与基于边界的导航之间存在着密切的关系。此外，研究表明临床前期的阿尔兹海默症群体多见于内嗅皮层、海马等脑区的受损，而这些脑区是负责基于边界导航的关键脑区(Coughlan et al., 2018)。因此，未来的研究可以结合遗传学、电生理学、脑成像学等全面而深入地探究携带易感基因以及临床前期的阿尔兹海默症群体中基于边界导航能力的特定受损情况，为该群体的精准化预防和筛查提供新的思路。

第五，人类世界中的空间和时间一直都是密不可分的状态，因此，对于边界的探究不应局限于单一的空间维度。未来可以将边界概念延伸到记忆、时间知觉、视觉空间、社交网络等其他领域(Brunec et al., 2020; Julian et al., 2018; Pellencin et al., 2018)，比如事件边界(event boundary)。以往的研究发现，当我们记忆生活中的事件时，会自动地将连续发生的事件切割为一个个片段，而边界可以作为事件边界对事件进行切割，塑造长时记忆的表征(Horner et al., 2016; Jeunehomme & D’Argembeau, 2020; Logie & Donaldson, 2021; 邵意如, 周楚, 2019)。由于空间中的边界在导航中具有划分空间的作用，因此，边界在时间中的作用机制可能类似于边界在空间中的认知过程和神经机制(Brunec et al., 2018)。由于目前还缺乏系统性的研究，因而今后的研究不妨从边界的自身特征入手，探讨不同类型的边界对于事件记忆等认知过程的影响及其神经基础，进一步将其与在空间边界的神经基础加以比较，明晰边界在时间和空间中作用的异同。

参考文献

费广洪, 潘晓敏. (2013). 儿童空间再定向能力发展的理论之争. *心理科学进展, 21*(2), 252–262.

邵意如, 周楚. (2019). 事件切割: 我们如何知觉并记忆日常事件? *心理科学进展, 27*(9), 1564–1573.

张家鑫, 海拉干, 李会杰. (2019). 空间导航的测量及其在认知老化中的应用. *心理科学进展, 27*(12), 2019–2033.

Alexander, A. S., Carstensen, L. C., Hinman, J. R., Raudies, F., Chapman, G. W., & Hasselmo, M. E. (2020). Egocentric

boundary vector tuning of the retrosplenial cortex. *Science Advances, 6*(8), eaaz2322

Alexander, A. S., Robinson, J. C., Dannenberg, H., Kinsky, N. R., Levy, S. J., Mau, W., … Hasselmo, M. E. (2020). Neurophysiological coding of space and time in the hippocampus, entorhinal cortex, and retrosplenial cortex. *Brain and Neuroscience Advances*, *4*, 2398212820972871.

Andersson, S. O., Moser, E. I., & Moser, M. B. (2021). Visual stimulus features that elicit activity in object-vector cells. *Communications Biology*, *4*(1), 1–13.

Bar, M., & Aminoff, E. (2003). Cortical analysis of visual context. *Neuron*, *38*(2), 347–358.

Barry, C., Lever, C., Hayman, R., Hartley, T., Burton, S., O'Keefe, J., … Burgess, N. (2006). The boundary vector cell model of place cell firing and spatial memory. *Reviews in the Neurosciences*, *17*(12), 71–98.

Bicanski, A., & Burgess, N. (2020). Neuronal vector coding in spatial cognition. *Nature Reviews. Neuroscience*, *21*(9), 453–470.

Bird, C. M., Capponi, C., King, J. A., Doeller, C. F., & Burgess, N. (2010). Establishing the boundaries: The hippocampal contribution to imagining scenes. *Journal of Neuroscience, 30*(35), 11688–11695.

Bonner, M. F., & Epstein, R. A. (2017). Coding of navigational affordances in the human visual system. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(18), 4793–4798.

Brunec, I. K., Moscovitch, M., & Barense, M. D. (2018). Boundaries shape cognitive representations of spaces and events. *Trends in Cognitive Sciences*, *22*(7), 637–650.

Brunec, I. K., Ozubko, J. D., Ander, T., Guo, R., Moscovitch, M., & Barense, M. D. (2020). Turns during navigation act as boundaries that enhance spatial memory and expand time estimation. *Neuropsychologia*, *141*, 107437.

Buckley, M. G., Smith, A. D., & Haselgrove, M. (2015). Learned predictiveness training modulates biases towards using boundary or landmark cues during navigation. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology, 68*(6), 1183–1202.

Bullens, J., Nardini, M., Doeller, C. F., Braddick, O., Postma, A., & Burgess, N. (2010). The role of landmarks and boundaries in the development of spatial memory. *Development Science, 13*(1), 170–180.

Cheng, K., Huttenlocher, J., & Newcombe, N. S. (2013). 25 years of research on the use of geometry in spatial reorientation: A current theoretical perspective. *Psychonomic Bulletin & Review, 20*(6), 1033–1054.

Cheng, K. J. C. (1986). A purely geometric module in the rat's spatial representation. *Cognition, 23*(2), 149–178.

Chen, X., McNamara, T. P., Kelly, J. W., & Wolbers, T. (2017). Cue combination in human spatial navigation. *Cognitive Psychology*, *95*, 105–144.

Coughlan, G., Coutrot, A., Khondoker, M., Minihane, A. M., Spiers, H., & Hornberger, M. (2019). Toward personalized cognitive diagnostics of at-genetic-risk Alzheimer's disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 116*(19), 9285–9292.

Coughlan, G., Laczó, J., Hort, J., Minihane, A. M., & Hornberger, M. (2018). Spatial navigation deficits - overlooked cognitive marker for preclinical Alzheimer disease? *Nature Reviews Neurology, 14*(8), 496–506.

Coughlan, G., Puthusseryppady, V., Lowry, E., Gillings, R., Spiers, H., Minihane, A. M., & Hornberger, M. (2020). Test-retest reliability of spatial navigation in adults at-risk of Alzheimer's disease. *Plos One, 15*(9), e0239077.

Dahmani, L., Patel, R. M., Yang, Y., Chakravarty, M. M., Fellows, L. K., & Bohbot, V. D. (2018). An intrinsic association between olfactory identification and spatial memory in humans. *Nature Communications*, *9*(1), 1–12.

Deshmukh, S. S., & Knierim, J. J. (2013). Influence of local objects on hippocampal representations: Landmark vectors and memory. *Hippocampus*, *23*(4), 253–267.

Dilks, D. D., Julian, J. B., Paunov, A. M., & Kanwisher, N. (2013). The occipital place area is causally and selectively involved in scene perception. *Journal of Neuroscience*, *33*(4), 1331–1336.

Dillon, M. R., Persichetti, A. S., Spelke, E. S., & Dilks, D. D. (2018). Places in the brain: Bridging layout and object geometry in scene-selective cortex. *Cerebral Cortex, 28*(7), 2365–2374.

Doeller, C. F., & Burgess, N. (2008). Distinct error-correcting and incidental learning of location relative to landmarks and boundaries. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105*(15), 5909–5914.

Doeller, C. F., King, J. A., & Burgess, N. (2008). Parallel striatal and hippocampal systems for landmarks and boundaries in spatial memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105*(15), 5915–5920.

Epstein, R. A. (2008). Parahippocampal and retrosplenial contributions to human spatial navigation. *Trends in Cognitive Sciences*, *12*(10), 388–396.

Epstein, R. A., & Baker, C. I. (2019). Scene perception in the human brain. *Annual Review of Vision Science, 5*, 373–397.

Epstein, R. A., Harris, A., Stanley, D., & Kanwisher, N. (1999). The parahippocampal place area: Recognition, navigation, or encoding? *Neuron*, *23*(1), 115–125.

Epstein, R. A., & Kanwisher, N. (1998). A cortical

representation of the local visual environment. *Nature, 392*(6676), 598–601.

Ferrara, K., Landau, B., & Park, S. (2019). Impaired behavioral and neural representation of scenes in Williams syndrome. *Cortex, 121*, 264–276.

Ferrara, K., & Park, S. (2016). Neural representation of scene boundaries. *Neuropsychologia, 89*, 180–190.

Freedman, D. J., & Ibos, G. (2018). An integrative framework for sensory, motor, and cognitive functions of the posterior parietal cortex. *Neuron*, *97*(6), 1219–1234.

Gallistel, C. R. (1990). *The organization of learning*. Cambridge, MA: MIT Press.

Gianni, E., de Zorzi, L., & Lee, S. A. (2018). The developing role of transparent surfaces in children's spatial representation. *Cognitive Psychology*, *105*, 39–52.

Gianni, E., & Lee, S. A. (2017). Defining spatial boundaries: A developmental study. In *International Conference on Spatial Information Theory* (pp. 49–55). Springer, Cham.

Glöckner, F., Schuck, N. W., & Li, S. C. (2021). Differential prioritization of intramaze cue and boundary information during spatial navigation across the human lifespan. *Scientific Reports*, *11*(1), 1–16.

Gofman, X., Tocker, G., Weiss, S., Boccara, C. N., Lu, L., Moser, M. B., … Derdikman, D. (2019). Dissociation between postrhinal cortex and downstream parahippocampal regions in the representation of egocentric boundaries. *Current Biology*, *29*(16), 2751–2757.e4.

Gori, M., Cappagli, G., Baud-Bovy, G., & Finocchietti, S. (2017). Shape perception and navigation in blind adults. *Frontiers in Psychology*, *8*, 10.

Grill-Spector, K. (2003). The neural basis of object perception. *Current Opinion in Neurobiology*, *13*(2), 159–166.

Guderian, S., Dzieciol, A. M., Gadian, D. G., Jentschke, S., Doeller, C. F., Burgess, N., … Vargha-Khadem. (2015). Hippocampal volume reduction in humans predicts impaired allocentric spatial memory in virtual-reality navigation. *The Journal of Neuroscience, 35*(42), 14123–14131.

Hägglund, M., Mørreaunet, M., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2019). Grid-cell distortion along geometric borders. *Current Biology*, *29*(6), 1047–1054. e3.

Hao, X., Huang, Y., Song, Y., Kong, X., & Liu, J. (2017). Experience with the cardinal coordinate system contributes to the precision of cognitive maps. *Frontiers in Psychology, 8*, 1166.

Hao, X., Huang, T., Song, Y., Kong, X., & Liu, J. (2021). Development of navigation network revealed by resting-state and task-state functional connectivity. *NeuroImage*, *243*, 118515.

Hao, X., Wang, X., Song, Y., Kong, X., & Liu, J. (2018). Dual roles of the hippocampus and intraparietal sulcus in network integration and segregation support scene recognition. *Brain Structure and Function*, *223*(3), 1473–1485.

Harel, A., Kravitz, D. J., & Baker, C. I. (2013). Deconstructing visual scenes in cortex: Gradients of object and spatial layout information. *Cerebral Cortex*, *23*(4), 947–957.

He, Q., & Brown, T. I. (2019). Environmental barriers disrupt grid-like representations in humans during navigation. *Current Biology*, *29*(16), 2718–2722. e3.

Hermer, L., & Spelke, E. S. (1994). A geometric process for spatial reorientation in young children. *Nature, 370*(6484), 57–59.

Hermer, L., & Spelke, E. S. (1996). Modularity and development: The case of spatial reorientation. *Cognition*, *61*(3), 195–232.

Hinman, J. R., Chapman, G. W., & Hasselmo, M. E. (2019). Neuronal representation of environmental boundaries in egocentric coordinates. *Nature Communications, 10*(1), 2772.

Honbolygó, F., Babik, A., & Török, Á. (2014, November). Location learning in virtual environments: The effect of saliency of landmarks and boundaries. In *2014 5th IEEE Conference on Cognitive Infocommunications* (pp. 595–598). Vietri sul Mare, Italy

Horner, A. J., Bisby, J. A., Wang, A., Bogus, K., & Burgess, N. (2016). The role of spatial boundaries in shaping long-term event representations. *Cognition*, *154*, 151–164.

Høydal, Ø. A., Skytøen, E. R., Andersson, S. O., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2019). Object-vector coding in the medial entorhinal cortex. *Nature*, *568*(7752), 400–404.

Jacobs, J., Kahana, M. J., Ekstrom, A. D., Mollison, M. V., & Fried, I. (2010). A sense of direction in human entorhinal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(14), 6487–6492.

Jeunehomme, O., & D'Argembeau, A. (2020). Event segmentation and the temporal compression of experience in episodic memory. *Psychological Research*, *84*(2), 481–490.

Julian, J. B., Kamps, F. S., Epstein, R. A., & Dilks, D. D. (2019). Dissociable spatial memory systems revealed by typical and atypical human development. *Developmental Science, 22*(2), e12737.

Julian, J. B., Keinath, A. T., Frazzetta, G., & Epstein, R. A. (2018). Human entorhinal cortex represents visual space using a boundary-anchored grid. *Nature Neuroscience*, *21*(2), 191–194.

Julian, J. B., Keinath, A. T., Marchette, S. A., & Epstein, R. A. (2018). The neurocognitive basis of spatial reorientation. *Current Biology, 28*(17), R1059–R1073.

Julian, J. B., Ryan, J., Hamilton, R. H., & Epstein, R. A.

(2016). The occipital place area is causally involved in representing environmental boundaries during navigation. *Current Biology, 26*(8), 1104–1109.

Kamps, F. S., Julian, J. B., Kubilius, J., Kanwisher, N., & Dilks, D. D. (2016). The occipital place area represents the local elements of scenes. *NeuroImage, 132*, 417–424.

Kamps, F. S., Lall, V., & Dilks, D. D. (2016). The occipital place area represents first-person perspective motion information through scenes. *Cortex, 83*, 17–26.

Keinath, A. T., Julian, J. B., Epstein, R. A., & Muzzio, I. A. (2017). Environmental geometry aligns the hippocampal map during spatial reorientation. *Current Biology*, *27*(3), 309–317.

Kravitz, D. J., Saleem, K. S., Baker, C. I., & Mishkin, M. (2011). A new neural framework for visuospatial processing. *Nature Reviews Neuroscience, 12*(4), 217.

Krupic, J., Bauza, M., Burton, S., Barry, C., & O'Keefe, J. (2015). Grid cell symmetry is shaped by environmental geometry. *Nature*, *518*(7538), 232–235.

Kunz, L., Brandt, A., Reinacher, P. C., Staresina, B. P., Reifenstein, E. T., Weidemann, C. T., … Jacobs, J. (2021). A neural code for egocentric spatial maps in the human medial temporal lobe. *Neuron*, *109*(17), 2781–2796.

LaChance, P. A., Todd, T. P., & Taube, J. S. (2019). A sense of space in postrhinal cortex. *Science*, *365*(6449).

Lee, S. A. (2017). The boundary-based view of spatial cognition: A synthesis. *Current Opinion in Behavioral Sciences, 16*, 58–65.

Lee, S. A., Austen, J. M., Sovrano, V. A., Vallortigara, G., McGregor, A., & Lever, C. (2020). Distinct and combined responses to environmental geometry and features in a working-memory reorientation task in rats and chicks. *Scientific Reports, 10*(1), 7508.

Lee, S. A., Miller, J. F., Watrous, A. J., Sperling, M. R., Sharan, A., Worrell, G. A., Berry, B. M., … Jacobs, J. (2018). Electrophysiological signatures of spatial boundaries in the human subiculum. *The Journal of Neuroscience*, *38*(13), 3265–3272.

Lee, S. A., Sovrano, V. A., & Spelke, E. S. (2012). Navigation as a source of geometric knowledge: Young children's use of length, angle, distance, and direction in a reorientation task. *Cognition, 123*(1), 144–161.

Lee, S. A., & Spelke, E. S. (2008). Children's use of geometry for reorientation. *Developmental Science, 11*(5), 743–749.

Lee, S. A., & Spelke, E. S. (2010). A modular geometric mechanism for reorientation in children. *Cognitive Psychology, 61*(2), 152–176.

Lee, S. A., & Spelke, E. S. (2011). Young children reorient by computing layout geometry, not by matching images of the environment. *Psychonomic Bulletin & Review, 18*(1), 192–198.

Lee, S. A., Winkler-Rhoades, N., & Spelke, E. S. (2012). Spontaneous reorientation is guided by perceived surface distance, not by image matching or comparison. *Plos One, 7*(12), e51373.

Lever, C., Burton, S., Jeewajee, A., O'Keefe, J., & Burgess, N. (2009). Boundary vector cells in the subiculum of the hippocampal formation. *The Journal of Neuroscience: An Official Journal of Society for Neuroscience*, *29*(31), 9771–9777.

Lew, A. R. (2011). Looking beyond the boundaries: Time to put landmarks back on the cognitive map? *Psychological Bulletin, 137*(3), 484–507.

Logie, M. R., & Donaldson, D. I. (2021). Do doorways really matter: Investigating memory benefits of event segmentation in a virtual learning environment. *Cognition*, *209*, 104578.

Mao, D., Avila, E., Caziot, B., Laurens, J., Dickman, J. D., & Angelaki, D. E. (2021). Spatial modulation of hippocampal activity in freely moving macaques. *Neuron*, *109*(21), 3521–3534.

Meyer-Lindenberg, A., Mervis, C. B., Sarpal, D., Koch, P., Steele, S., Kohn, P., … Berman, K. F. (2005). Functional, structural, and metabolic abnormalities of the hippocampal formation in Williams syndrome. *The Journal of Clinical Investigation*, *115*(7), 1888–1895.

Mou, W., & Zhou, R. (2013). Defining a boundary in goal localization: Infinite number of points or extended surfaces. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *39*(4), 1115–1127.

Negen, J., Sandri, A., Lee, S. A., & Nardini, M. (2019). Boundaries in spatial cognition: Looking like a boundary is more important than being a boundary. *Journal of Experimental Psychology: Learning Memory and Cognition, 46*(6).

Newcombe, N. S., Ratliff, K. R., Plumert, J. M., & Spencer, J. P. (2007). Explaining the development of spatial reorientation: Modularity-plus-language versus the emergence of adaptive combination. *The Emerging Spatial Mind*, 53–76.

Park, J., & Park, S. (2020). Coding of navigational distance and functional constraint of boundaries in the human scene-selective cortex. *The Journal of Neuroscience, 40*(18), 3621–3630.

Pellencin, E., Paladino, M. P., Herbelin, B., & Serino, A. (2018). Social perception of others shapes one's own multisensory peripersonal space. *Cortex*, *104*, 163–179.

Persichetti, A. S., & Dilks, D. D. (2016). Perceived egocentric distance sensitivity and invariance across scene-selective cortex. *Cortex, 77*, 155–163.

Pitcher, D., & Ungerleider, L. G. (2021). Evidence for a third

visual pathway specialized for social perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *25*(2), 100–110.

Savelli, F., Yoganarasimha, D., & Knierim, J. J. (2008). Influence of boundary removal on the spatial representations of the medial entorhinal cortex. *Hippocampus*, *18*(12), 1270–1282.

Schuck, N. W., Doeller, C. F., Polk, T. A., Lindenberger, U., & Li, S.-C. (2015). Human aging alters the neural computation and representation of space. *NeuroImage, 117*, 141–150.

Shine, J. P., Valdes-Herrera, J. P., Tempelmann, C., & Wolbers, T. (2019). Evidence for allocentric boundary and goal direction information in the human entorhinal cortex and subiculum. *Nature Communications, 10*(1), 1–10.

Sjolund, L. A., Kelly, J. W., & McNamara, T. P. (2018). Optimal combination of environmental cues and path integration during navigation. *Memory & Cognition*, *46*(1), 89–99.

Solstad, T., Boccara, C. N., Kropff, E., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2008). Representation of geometric borders in the entorhinal cortex. *Science*, *322*(5909), 1865–1868.

Sotelo, M. I., Alcalá, J. A., Bingman, V. P., & Muzio, R. N. (2020). On the transfer of spatial learning between geometrically different shaped environments in the terrestrial toad, Rhinella arenarum. *Animal Cognition, 23*(1), 55–70.

Spelke, E. S., & Lee, S. A. (2012). Core systems of geometry in animal minds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 367*(1603), 2784–2793.

Stangl, M., Topalovic, U., Inman, C. S., Hiller, S., Villaroman, D., Aghajan, Z. M., … Suthana, N. (2021). Boundary-anchored neural mechanisms of location-encoding for self and others. *Nature, 589*(7842), 420–425.

Stewart, S., Jeewajee, A., Wills, T. J., Burgess, N., & Lever, C. (2014). Boundary coding in the rat subiculum. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 369*(1635), 20120514.

van Wijngaarden, J. B., Babl, S. S., & Ito, H. T. (2019). Representation of distance and direction of nearby boundaries in retrosplenial cortex. *bioRxiv*, 807453.

van Wijngaarden, J. B., Babl, S. S., & Ito, H. T. (2020). Entorhinal-retrosplenial circuits for allocentric-egocentric transformation of boundary coding. *eLife*, *9*, e59816.

Wang, C., Chen, X., Lee, H., Deshmukh, S. S., Yoganarasimha, D., Savelli, F., & Knierim, J. J. (2018). Egocentric coding of external items in the lateral entorhinal cortex. *Science, 362*(6417), 945–949.

Wang, L., & Mou, W. (2020). Effect of room size on geometry and features cue preference during reorientation: Modulating encoding strength or cue weighting. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *73*(2), 225–238.

Zhang, B., & Naya, Y. (2020). Medial prefrontal cortex represents the object-based cognitive map when remembering an egocentric target location. *Cerebral Cortex*, *30*(10), 5356–5371.

Zhen, Z., Kong, X. Z., Huang, L., Yang, Z., Wang, X., Hao, X., … Liu, J. (2017). Quantifying the variability of scene-selective regions: Interindividual, interhemispheric, and sex differences. *Human Brain Mapping*, *38*(4), 2260–2275.

Zhou, R., & Mou, W. (2018). The limits of boundaries: Unpacking localization and cognitive mapping relative to a boundary. *Psychological Research, 82*(3), 617–633.

Zhou, R., & Mou, W. (2019a). The effects of cue placement on the relative dominance of boundaries and landmark arrays in goal localization. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *72*(11), 2614–2631.

Zhou, R., & Mou, W. (2019b). Boundary shapes guide selection of reference points in goal localization. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *81*(7), 2482–2498.

Cognitive neural mechanism of boundary processing in spatial navigation

HAO Xin, YUAN Zhongping, LIN Shuting, SHEN Ting

(*Key Laboratory of Adolescent Cyberpsychology and Behavior (Central China Normal University), Ministry of Education; School of Psychology, Central China Normal University, Wuhan* 430079, *China*)

Abstract: Boundaries are obstacles with extended surfaces in the spatial environment and contribute significantly to the spatial navigation for humans and animals. Cognitive developmental studies found that children could reorient successfully by using the geometry of the boundary when they were disoriented at the age of 1.5~2 years old, and gradually using the vertical information until they were 3.1~4.7 years old, length information until the age of 4~5, and visual opaqueness information until the age of 5 years old in navigation. In addition, neuroimaging studies in adults have found that the medial temporal lobe and parietal lobe play different roles in boundary processing. Specifically, the boundary geometry and constituent elements were represented in the parahippocampal place area and the retrosplenial complex. Furthermore, the navigational affordance for a boundary was represented in the occipital parietal area. Finally, encoding and retrieval of the boundary-based object's location were associated with the hippocampus. Several issues are unaddressed that should be investigated in future. First, future studies should explore the comprehensive cognitive processes of boundary-based navigation and its development trajectory. Second, further research could explore the functional interaction between the medial temporal lobe and posterior parietal cortex. Third, we could pay attention to the distinctions and associations between the cognitive neural mechanisms of the boundary and geometry center encoding. Forth, further study could investigate specific behavioral impairment of boundary-based navigation in individuals with at-genetic-risk Alzheimer's disease. Finally, we could about the boundary influence mechanisms in long-term memory, time estimation, visual space, and social networks.

Key words: boundary, spatial navigation, cognitive development, functional basis, medial temporal lobe